Studien am Sehorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

2. Sektion

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Kurt Baron von Rosen
aus Reval.

Tag der mündlichen Prüfung 22. Juli 1912.

München 1913.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548303_0134

Studien am Sehorgan der Termiten nebst Beiträgen zur Kenntnis des Gehirns derselben.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

2. Sektion

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt von

Kurt Baron von Rosen
aus Reval.

Tag der mündlichen Prüfung 22. Juli 1912.

München 1913.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 35. Abt. f. Anatomie. 1913.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Termiten gehören zu denjenigen Insecten, bei welchen das Staatenwesen seinen höchsten Grad erreicht hat. Es gibt kaum eine Reisebeschreibung der Tropenwelt, die sich nicht wenigstens flüchtig mit diesen Tieren befaßt, ein Beweis, wie groß von jeher das Interesse für dieselben war. Mit dem Bekanntwerden der Termitenbiologie tat sich uns eine Welt auf, so reich an merkwürdigen und kaum glaublichen Vorgängen, daß sie noch heute, nach 130jähriger Forschung, ein unerschöpfliches Arbeitsfeld bietet. Die Termitenanatomie hat erst kürzlich in Nils Holmgren einen ausgezeichneten Bearbeiter gefunden. Die Kastendifferenzierung bedingt nicht minder interessante Verschiedenheiten des inneren Baues als bei den übrigen sozialen Insecten. Mit zu den auffälligsten, schon rein äußerlich sichtbaren, gehört die Reduktion der Augen bei den Arbeitern und Soldaten. Ich habe dieser Frage, welche merkwürdigerweise noch nicht näher untersucht ist, besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Es galt zu zeigen, wie sich die Augenanlage der jüngsten Larven einerseits zum hochentwickelten Komplexauge der Imagines entwickelt, andererseits das zum Reproduzieren von Bildern sicher vollkommen unfähige Augenrudiment der Arbeiter und Soldaten liefert. Bei den einzelnen Termitengattungen ist dieser Rück-

bildungsprozeß sehr verschieden weit vorgeschritten, doch läßt sich im allgemeinen sagen, daß die Rudimentierung bei den Protermitiden am schwächsten ist, stärker bei den Mesotermitiden und am weitesten vorgeschritten bei den Metatermitiden.

Natürlicherweise habe ich bei meiner Untersuchung auch die Unterschiede im Bau der Augenganglien und der übrigen Gehirnteile bei den verschiedenen Kasten beachtet.

Zunächst beschränkte ich mich auf die Untersuchung von *Odontotermes obscuriceps* Wasm., von welcher Herr Prof. Doflein aus Ceylon ein reichhaltiges Material mitgebracht hat. Bald zeigte sich aber, daß auch die niederen Termiten in Betracht zu ziehen seien, weil die Unterschiede in der Augenorganisation sehr große sind. Zu diesem Zwecke unternahm ich eine Reise nach Italien. Die beiden unscheinbaren europäischen Termitenarten sind in biologischer Hinsicht nicht weniger interessant als ihre tropischen Verwandten, besonders aber für meine Arbeit mußten *Calotermes flavicollis* und *Leucotermes lucifugus* günstige Objekte sein, indem ich damit in den Stand gesetzt wurde, mit einer Ausnahme Vertreter aller von Holmgren aufgestellten Termitenfamilien zu untersuchen.

Das günstige Resultat meines vierwöchentlichen Aufenthalts in Rom verdanke ich in erster Linie Herrn Prof. Dr. Grassi, der mir in jeder Hinsicht behilflich war, das erforderliche Material zu erhalten.

Herrn Prof. Dr. Doflein spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus für das stets rege Interesse, welches er meiner Arbeit entgegenbrachte.

Methode.

Das zu untersuchende Material wurde auf verschiedene Art fixiert. Die besten Resultate erzielte ich mit dem Carnoy'schen Gemisch (Eisessig 10 Teile, Alkohol 60 Teile, Chloroform 30 Teile), fast ebenso gute mit der Perenyi'schen Lösung (Alkohol + Chrom + Salpetersäure). Um ein besseres Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu bewirken, wurde fast immer der Kopf vom Thorax abgetrennt; die Orientierung der Schnitte hat ja ohnehin ausschließlich nach dem Kopfe zu geschehen, weil man sonst nie sicher sein kann die richtigen zu erhalten. Meist genügte eine Schnittdicke von 5 μ, bei einigen stark chitinösen Objekten habe ich Schnitte bis zu 10 μ angefertigt. Besonders bei *Calotermes* konnte ich dadurch viel Ar-

beit und Zeit sparen, daß ich bei den älteren Stadien fast nur frisch gehäutete Tiere untersuchte. Allerdings wurden wegen der verschiedenen Pigmentverteilung auch ältere Tiere der betreffenden Stadien beachtet. Glücklicherweise erhielt ich eine ganze Anzahl von sogenannten Soldatennymphen, d. h. Soldaten vor der letzten Häutung, nach welcher erst das Chitin erhärtet. Ich zweifle, ob es mir gelungen wäre, von erwachsenen *Calotermes*-Soldaten gute Schnitte zu erhalten. Von *Leucotermes lucifugus* lagen mir keine Soldatennymphen vor; nach einigen vergeblichen Versuchen habe ich aber auch beim ausgebildeten Soldaten lückenlose Schnittserien erzielt; freilich ist hier das Chitin lange nicht so hart wie bei *Calotermes*.

Alle Schnitte sind mit Boraxkarmin vorgefärbt. Als sehr geeignet für die Nachfärbung bewährte sich besonders Methylenblau. Es muß nur genügend verdünnt und zum besseren Eindringen der Wärme ausgesetzt sein. Dabei hat diese Färbung den Vorteil, daß man selbst dicke Schnitte nicht zu befestigen braucht.

Historische Übersicht.

Über die Termitenanatomie existiert bereits eine ganze Reihe von wichtigen Arbeiten. Lespès untersuchte (1856, 27) neben der Biologie auch die Organisationsverhältnisse von *Leucotermes lucifugus*, speziell die Geschlechtsorgane. Hagen beschrieb (1862, 17) sehr eingehend das Verdauungssystem von *Termes bellicosus* und berücksichtigte später in seiner Monographie (18) kurz die gesamte Anatomie. Basch studierte (1865, 2) das Chitinskelet von *Leucotermes flavipes*, und Fritz Müller konnte 6 Jahre später (28) einwandfrei beweisen, daß es bei *Calotermes* männliche und weibliche Soldaten gibt, und so die lange angezweifelten Angaben von Lespès bestätigen. In das Jahr 1892 fällt das Erscheinen der bekannten grundlegenden Arbeit von Grassi u. Sandias (15). Auch hinsichtlich der Termitenanatomie ist dieses Werk eine Hilfsquelle ersten Ranges. Czerwinski (1897, 11) untersuchte besonders die Stirndrüse und das sympathische Nervensystem.

Einen enormen Fortschritt bedeuten Holmgren's „Termitenstudien" (1909, 21), indem hier zum erstenmal die verschiedenen Gattungen auf ihre gesamte Anatomie vergleichend untersucht sind. In neuester Zeit verdanken wir auch Bugnion und Popoff einige sorgfältige Arbeiten (6—8), und Ziegler hat auf der Versammlung

der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Basel (1911) kurze Mitteilungen über das Gehirn der Termiten gemacht.[1])

Nach den ersten bekannten Termitenarten war man der Ansicht, die Arbeiter und Soldaten seien vollkommen blind. Sehr bald aber zeigte sich, daß dies nicht für alle Arten zutrifft. Bei vielen Formen mit wenig entwickeltem Staatenbau fand man Arbeiter und Soldaten mit wohl entwickelten Facettenaugen und schloß daraus, die letzteren müßten bei den höheren Termiten rückgebildet sein. Alle älteren Autoren dachten sich diese Rückbildung so vollständig, daß weder vom Ganglion opticum noch vom Sehnerv Spuren vorhanden wären. Noch HAGEN sagt (17, p. 82) über das Sehorgan von *Termes bellicosus* SM.: „. . . bei den Larven und Soldaten fehlen die Sehnerven." Erst neuerdings konnte HOLMGREN (21) zeigen, daß die Arbeitstiere selbst der am höchsten stehenden Arten rudimentäre Sehnerven besitzen. Vom Ganglion opticum des Arbeiters von *Eutermes* schreibt er p. 38: „Die Reduktion der Facettenaugen hat eine entsprechende Reduktion der Sehganglien mitgeführt. Die Sehnerven sind vielleicht vorhanden, aber enthalten nur wenige Nervenfädchen, und von den bei den Geschlechtstieren, besonders den jungen, so wohl entwickelten Sehganglien kann man gar nichts entdecken. Die Seiten des Protocerebralganglion sind somit kreisförmig abgerundet," und vom Soldaten p. 39: „Die Verschiedenheiten im Bau des oberen Schlundganglions, welche die Soldaten gegenüber den Imagines aufweisen, sind hauptsächlich auf die Reduktion des Sehorgans zurückzuführen. Die Soldaten sind ja blind und deshalb sind die Sehganglien vollständig verschwunden. Man kann von denselben keine Spur entdecken, obwohl ein sehr dünner Nervus opticus meistens vorhanden ist." Wie wir weiter unten sehen werden, habe ich im Gegensatz zu dieser Ansicht immer Reste eines Ganglion opticum gefunden. HOLMGREN sagt ja selber p. 76 über den Arbeiter von *Armitermes neotenicus* HOLMGREN: „Die Sehnerven sind freilich vorhanden und versorgen die noch als flache Zellplatten vorhandenen Augenrudimente. Die Sehganglien sind aber nicht mehr zu erkennen, obschon sie als Rudimente vorhanden sein dürften."

Ich lasse jetzt meine eigenen Beobachtungen folgen.

---

1) Das Referat ist nicht gedruckt worden.

1. Untersuchungen an *Calotermes flavicollis* (F.) (Protermitidae).

Die Unterschiede im Bau der Augen bei den verschiedenen Entwicklungsformen.

Grassi unterschied bei *Calotermes* folgende Entwicklungsstufen. Die jüngsten Larven, welche alle gleich aussehen, nannte er indifferente Larven. Bei etwas älteren macht sich schon ein Unterschied bemerkbar, indem einzelne gegenüber der Hauptmasse größere Köpfe besitzen. Dieser Unterschied vergrößert sich immer mehr, und im Laufe der Entwicklung gehen aus den großköpfigen Larven die Soldaten hervor, während die übrigen die sogenannten Nymphen liefern. In Ermanglung einer besonderen Arbeiterkaste verrichten die Nymphen die Arbeiten im Bau und sind demgemäß auch auf Holznahrung angewiesen. Diesen Arbeitsnymphen, wie ich sie nennen möchte, müssen wir die richtigen Nymphen gegenüberstellen, welche noch eine Häutung durchmachen und dabei geflügelte Geschlechtstiere liefern. Sie finden sich nur während einiger Wochen im Jahre. Während der übrigen Zeit können aus den Arbeitsnymphen Nymphen hervorgehen, welche den eben beschriebenen sehr ähnlich sind. Die letzte Häutung unterbleibt aber, und statt der Geschlechtstiere bekommen wir Ersatzgeschlechtstiere. Dies sei zum besseren Verständnis der folgenden Untersuchungen vorausgeschickt.

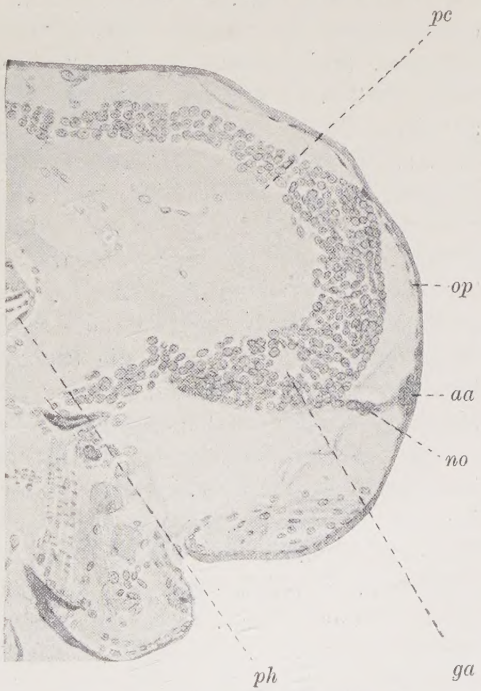


Fig. A.[1]) *Calotermes flavicollis* (F.). Querschnitt durch den Kopf einer indifferenten Larve. (Schief geführt, fast in der Mitte zwischen Transversal- und Sagittalachse.)

Auf einem Querschnitt durch den Kopf einer indifferenten Larve (Fig. A)

1) Erklärung der Bezeichnungen auf S. 42.

sieht man, daß das Gehirn ungefähr die Hälfte der Kopfkapsel ausfüllt und der Epidermis sehr nahe liegt. Die Ganglienzellkerne sind auffallend groß, die Fasermasse ist von der Ganglienzellmasse noch nicht scharf geschieden, sondern sendet in dieselbe Ausläufer hinein. Während des Wachstums wird das Gehirn im Verhältnis zum Kopf kleiner. Bei der indifferenten Larve ist das Ganglion opticum (*go*) schon deutlich erkennbar.

Ich möchte gleich bemerken, daß bei den meisten Termiten die Protocerebralloben sehr allmählich in die Augenganglien übergehen, so daß man äußerlich nicht die Grenze erkennen kann — ein sehr auffallender Unterschied gegenüber fast allen übrigen Insecten. An der Fibrillärmasse läßt sich sehr deutlich ein innerer und äußerer Teil unterscheiden. Wahrscheinlich entspricht hier die innere Markmasse der mittleren der 3 Fibrillärmassen, wie sie bei vielen Insecten, z. B. der Honigbiene, beschrieben sind. Das laterale Ende der Protocerebralloben ist nämlich immer von der übrigen Markmasse abgegrenzt, doch kommt es nie zu einer vollständigen Abschnürung (z. B. Textfig. F., s. auch HOLMGREN, l. c., tab. 2 fig. 10). Ich möchte an dieser Stelle anführen, was HOLMGREN über die Augenganglien (l. c., p. 36) sagt: „An die Protocerebralganglien schliessen sich die Sehganglien an. Diese sind in der Regel ungestielt kegelförmige Bildungen (nur bei der Imago von *Syntermes dirus* sind sie stielförmig). Sie sind ungefähr gleichartig gebaut wie die entsprechenden Teile bei *Blatta* und *Blabera*. Es gibt eine sehr grosse beinahe kugelförmige innere und eine die vorige lateralwärts überdeckende Markmasse, zwischen denen die typische innere Kreuzung vorhanden ist. Eine äussere Kreuzung ist da vorhanden, wo die äussere Marklage ihre Fasern zu den Sehnerven sendet."

Bei der indifferenten Larve läßt sich noch keine Teilung in eine innere und äußere Fibrillärmasse erkennen. Der Nervus opticus (*no*) ist schon vorhanden, er tut sich sofort als dicker, kurzer Strang kund, bei genauerem Hinsehen aber gewahrt man, daß der eigentliche Nerv ziemlich dünn ist und nur auf seinem ganzen Verlauf große Zellkerne trägt. Dieselben sind von den Kernen der Ganglienzellen nicht zu unterscheiden. Terminal geht der Nerv in eine Anhäufung solcher Zellkerne über, die primitive Augenanlage (*aa*). Auf diesem Stadium vermag ich in der Augenanlage nur eine Art von Zellkernen zu erkennen. Das Aussehen der Augenanlage verändert sich auf dem Stadium nicht, wo die Differenzierung in groß- und kleinköpfige Larven eingesetzt hat. Ich will gleich bemerken,

daß es mir bei *Calotermes*, im Gegensatz zu *Leucotermes*, nicht gelang, die beiden Entwicklungsreihen Schritt für Schritt weiter aufwärts zu verfolgen. Das kommt hauptsächlich daher, weil bei *Calotermes* die großköpfigen Larven in geringer Zahl vorhanden sind; ich konnte nicht das hierzu erforderliche sehr reichhaltige Material erhalten. Da, wie wir sehen werden, das Auge der *Calotermes*-Soldaten relativ schwach reduziert ist, können wir mit Sicherheit erwarten, daß sich die Augenanlagen bei den Larvenformen noch auf älteren Stadien wenig oder gar nicht voneinander unterscheiden.

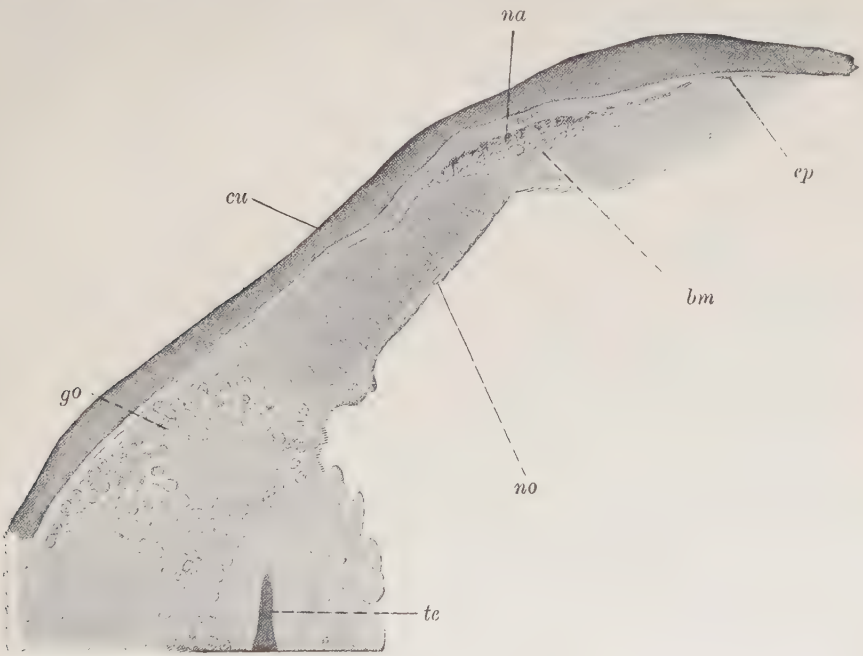


Fig. B. *C. flavicollis* (F.).
Ein etwas weiteres Stadium bei stärkerer Vergrößerung.

Ich werde jetzt die Beschreibung für die kleinköpfigen Larven fortsetzen.

Textfig. B zeigt den Querschnitt durch den Kopf eines der größten Individuen mit 12gliedrigen Fühlern. Das Ganglion opticum (*go*) beginnt sich in eine innere und äußere Fibrillärmasse zu teilen. Der Nerv hat sich mittlerweile sehr gestreckt und trägt nur spärliche Zellen. In der Augenanlage lassen sich jetzt deutlich 2 Zellenschichten unterscheiden: eine obere mit kleinen sich stärker färbenden

Kernen und eine untere mit großen sich schwach färbenden Kernen. Ferner ist das Auftreten der Basalmembran (*bm*) hervorzuheben. Die Cuticula ist bereits stark verdickt. Bei starker Vergrößerung (Fig. 1) läßt sich die Zusammensetzung der Augenanlage aus 2 verschiedenen Zellelementen sehr schön erkennen. Die Kerne der unteren Zellenschicht (*rk*) sind von geradezu riesenhafter Dimension, sie füllen weit über die Hälfte der Zelle aus. Wir haben es hier mit den späteren Retinulazellen zu tun; auf diesem Stadium hat noch keine Gruppierung stattgefunden. Von den Zellkernen der oberen Schicht (*ep. k*) fallen einige besonders auf, welche lang gestreckt sind. Mit ihnen scheint die Zelle in die Länge gezogen zu sein und die Basalmembran (*bm*) fast zu erreichen. Was diese Zellen zu bedeuten haben, vermag ich nicht zu sagen, vielleicht haben wir es mit den späteren Pigmentzellen 2. Ordnung zu tun. Leider sind die Zellgrenzen nicht genau zu erkennen.

Bei der jungen Nymphe ist bereits das fertige Auge in der Hauptsache angelegt (Fig. 2). Zwischen diesem und dem vorher besprochenen Stadium liegt natürlich eine ganze Reihe von Veränderungen: Längenwachstum aller Zellen, Auftreten der sogenannten optogenen Zelle, aus welcher durch Teilung die 2 corneagenen und die 4 Semper'schen Zellen entstehen, Gruppierung der Retinulazellen und noch manche andere.

Alle diese Vorgänge habe ich an *Calotermes* nicht gut studieren können, verweise aber auf die bei *Leucotermes lucifugus* gemachten Beobachtungen, welche weiter unten besprochen werden. Unterschiede dürften kaum vorhanden sein.

Kehren wir jetzt zum Auge der jungen Nymphe zurück. Besonders auffallend sind die vollständig veränderten Größenverhältnisse zwischen den Kernen der lichtbrechenden und der lichtrecipierenden Elemente. In sehr charakteristischer Weise bilden die Semper'schen Kerne (*kk*) (auf dem Schnitt sieht man statt 4 nur 2) und die Kerne der corneagenen Zellen (*pgk. l*) zusammen einen Halbkreis und umstehen so eine sich nicht färbende Partie des Auges, welche noch nicht als Krystallkegel bezeichnet werden kann. Desgleichen bemerke ich auch keine Spur von Rhabdomen. Zu beiden Seiten der Basalmembran liegen sehr dichte Lagen von Kernen, so daß es den Anschein hat, als wäre ein Tapetum vorhanden. Ein solches findet sich jedoch im Termitenauge nicht, wir müssen also die Zellen anders deuten. Vielleicht haben wir es mit den Trägern des erst später auftretenden Pigments zu tun. Tatsache ist, daß das Pigment längs dem Nervus

opticum weit ins Innere des Protocerebrums wandert und daß dann mit einemmal jene großen Kernansammlungen verschwunden sind.

In dieser Ausbildung wartet das Auge, wenn ich mich so ausdrücken darf, auf seine Befreiung von der dicken Cuticula, was natürlich nur durch eine Häutung geschehen kann. Wie schon Grassi gezeigt hat, tritt bei *Calotermes* das Pigment in dem Augenblick auf, wo die Geschlechtsorgane anfangen funktionsfähig zu werden — eine sehr merkwürdige Tatsache besonders deswegen, weil sie auch für die Ersatzgeschlechtstiere zutrifft, welche nie ans Tageslicht kommen und deren Auge unter der dicken Cuticula seine Bedeutung verloren hat. Fig. 3 bildet einen Schnitt durch das Auge einer ca. 8 Tage alten Ersatzkönigin ab. Gegenüber der Nymphe gibt es nur den Unterschied im Auftreten des Pigments. Dasselbe findet sich zuerst in den Pigmentzellen 2. Ordnung, verbreitet sich von da auf die Pigmentzellen 1. Ordnung und die Retinulae, und das Auge eines älteren Ersatzgeschlechtstieres ist bereits lange vor der einsetzenden Degeneration — eine solche beginnt immer nach einiger Zeit, wie uns Holmgren gezeigt hat — derartig mit Pigment gefüllt, daß man gar keine einzelnen Elemente unterscheiden kann.

Richtig funktionsfähig wird das Auge erst nach der letzten Häutung (Fig. 4). Mit derselben wird über dem Auge die dicke Cuticula abgestoßen, und ihre Stelle nimmt eine facettierte Cornea ein. Jetzt erst finde ich auch unzweifelhafte Krystallkegel und Rhabdome. Fig. 4 ist nach einer Imago gefertigt, welche schon ein paar Stunden nach der erfolgten Häutung getötet wurde. Die facettierte Cornea muß, nach ihrer Dicke zu urteilen, schon lange vor der Häutung angelegt werden. Das ausgebildete Komplexauge werde ich am Schluß in einem besonderen Kapitel berücksichtigen.

Wenn man sich die komplizierten Vorgänge vergegenwärtigt, welche erforderlich sind, um die einfache Zellenanhäufung zum hochentwickelten Komplexauge zu gestalten, und nun bedenkt, daß dies alles nur dazu da ist, um dem Tiere während der kurzen Zeit vom Hochzeitsfluge bis zur Koloniebildung von Nutzen zu sein, und daß daran selbst in den Fällen mit Zähigkeit festgehalten wird, wo ein Nutzen nicht vorhanden ist — dann muß man über den Konservatismus staunen, mit welchem die Natur ein Organ erhält.

Ich möchte noch erwähnen, daß man bisweilen alte Ersatzgeschlechtstiere findet, bei welchen rein äußerlich nichts vom Auge zu bemerken ist. Es kann sich hier um Individuen handeln, welche

als sehr junge Nymphen oder gar Larven zu Ersatzgeschlechtstieren herangezogen wurden, doch ist eine vollständige Degeneration des einstmals fertig angelegten Auges nicht ausgeschlossen. Mein Material reicht leider nicht aus zur Entscheidung dieser Frage. Wenn ich auch glaube, daß das Pigment bisweilen wieder verschwinden kann, so scheint mir doch die erste Erklärung die wahrscheinlichere zu sein. Ich kann darauf hier nicht näher eingehen.

Beim Soldaten von *Calotermes flavicollis* tritt uns zum ersten Male ein rudimentäres Auge entgegen. Unter den bereits erwähnten Soldatennymphen habe ich hauptsächlich Exemplare untersucht, bei welchen unter der Nymphenhaut bereits die des fertigen Tieres angelegt war, die also kurz vor der Häutung standen. Da, wie schon

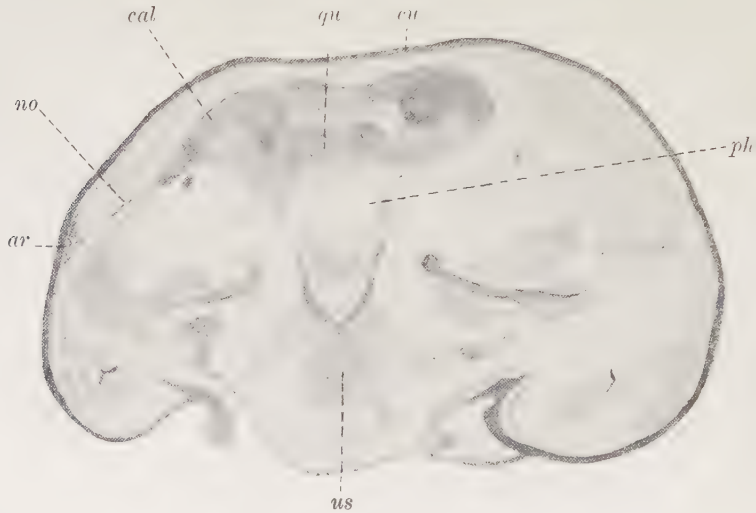


Fig. C. *C. flavicollis* (F.).
Querschnitt durch den Kopf einer Soldatennymphe (die Nymphenhaut nicht eingezeichnet).

äußerlich zu erkennen ist, im Auge des Soldaten kein Pigment auftritt, so glaube ich, daß wir bei diesen Nymphen dieselbe Komplexaugen-Organisation finden wie beim ausgebildeten Soldaten. Textfig. C zeigt uns einen Querschnitt durch den Kopf der Soldatennymphe (die Nymphenhaut ist nicht eingezeichnet). Das Gehirn ist gegenüber der Nymphe nicht nur relativ, sondern auch absolut genommen kleiner und liegt ziemlich weit entfernt von der Cuticula (*cu*). Infolgedessen erscheint

der Nervus opticus (*no*) sehr lang. Eine stärkere Vergrößerung desselben (Fig. 5) lehrt, daß er vom normalen Nerv ziemlich abweichend gestaltet ist. Die Zahl der Fasern ist gering, was besonders an der Stelle auffällt, wo er an das Augenrudiment (*ar*) herantritt (Fig. 6); auch finden sich auf seiner ganzen Länge außer den länglichen Neurilemmkernen nur ganz vereinzelte Kerne eingestreut. Auf die Augenganglien komme ich später zu sprechen.

Das Augenrudiment erinnert uns in überraschender Weise an die Augenanlage, wie wir sie bei der großen Larve mit 12gliedrigen Fühlern gesehen haben (vgl. Fig. 1). Die Größenverhältnisse zwischen den Kernen der Epidermiszellen und den den Retinulazellen entsprechenden Zellen sind dieselben geblieben, im Gegensatz zu den bei dem ausgebildeten Auge geschilderten Verhältnissen. Allerdings scheinen mir die kleinen Hypodermiszellen durch Teilung größerer entstanden zu sein, auch finde ich bisweilen 2 kleine Kerne (*kk*) so aneinander gelagert, wie dies die Semper'schen Kerne im ausgebildeten Auge zeigen. Aber weder von Pigmentzellen 1. Ordnung noch von Krystallkörpern und Retinulae mit Rhabdomen lassen sich Spuren nachweisen. Die Sehzellen liegen vollkommen regellos durcheinander.

Nach Vergleich mit dem Auge der Larven und Nymphen können wir beim *Calotermes*-Soldaten von einem in der Entwicklung stehen gebliebenen Sehorgan sprechen. Die ersten Entwicklungsvorgänge sind offenbar die gleichen, aber die letzten Umgestaltungen bleiben aus. Die Fähigkeit, Bilder zu reproduzieren, müssen wir einem solchen Auge absprechen. Man kann sich aber sehr wohl denken, daß es dem Tiere vorzügliche Dienste beim Unterscheiden von hell und dunkel leistet. Ich habe öfter beobachtet, wie prompt der Soldat auf jeden Lichtreiz reagiert. Wird das Tier im Dunkeln gehalten und man gewährt dem Licht plötzlich Zutritt (wobei jede Erschütterung ausgeschlossen sein muß), so öffnet der Soldat sofort seine Mandibeln und stellt sich in Angriffspositur. Wenn man bedenkt, daß mit dem Eindringen von Licht in das Nest meist Gefahr verbunden ist, wird man diesen Vorgang ohne weiteres verstehen. Noch häufiger dürfte allerdings der Tastsinn den Angriff leiten. — Sehr lohnend, wenn auch mit einigen Schwierigkeiten verbunden, müßte die Untersuchung des Auges von *Hodotermes* und *Termopsis* sein. Bei diesen Gattungen haben die Soldaten und Arbeiter noch pigmentierte Augen, und es läßt sich eine höhere Organisation derselben erwarten. Neuere Beobachtungen haben die alten Angaben

bestätigt, daß Arbeiter und Soldaten vom *Hodotermes* weite Wanderzüge unternehmen, wie dies auch von einigen Metatermitiden bekannt ist. Bei letzteren sind aber die Augen vollständig reduziert, weshalb man beide Gruppen hinsichtlich der Augen nicht vergleichen kann.

Das Oberschlundganglion der Imago und des Soldaten.

Nach dem mangelhaft ausgebildeten Auge sollte man erwarten, daß auch die Augenganglien beim Soldaten stark reduziert seien, Das ist nun nicht der Fall: ich finde sie fast ebensogut entwickelt wie beim Geschlechtstier. Damit fällt ein Hauptunterschied im Bau des Gehirns fort, im Gegensatz zu den höheren Termiten. Im allgemeinen aber ist das Oberschlundganglion bei allen Arten sehr einheitlich gebaut, selbst bei zwei im System so weit voneinander entfernten Gattungen wie *Calotermes* und *Eutermes*. Bekanntlich setzt sich das Oberschlundganglion der Insecten aus 3 Teilen zusammen: Proto-, Deuto- und Tritocerebrum, an denen sich jedesmal eine innere Markschicht und eine äußere Ganglienzellenschicht unterscheiden läßt. Gegenüber dem großen Protocerebrum treten das Deutocerebrum (Antennalganglien) und das Tritocerebrum (Zentrum für die Nerven der Oberlippe und des vordersten Darmabschnitts) sehr in den Hintergrund. Das Protocerebrum bildet jederseits von der Sagittalachse die großen Protocerebralloben, an welche sich die Augenganglien anschließen. Dorsal erstrecken sich bei den Termiten weit nach hinten Vorwölbungen, die Globuli, jederseits von der Mittellinie eine. Diese sind bei allen sozialen Insecten besonders entwickelt und werden daher als eigentlicher Sitz der Intelligenz betrachtet. Ihre Fibrillärmasse hat sehr verschiedene Bezeichnungen erhalten (Markbecher, pilzhutförmige oder U-förmige Körper). Die Markbecher (jederseits in Zweizahl) sind gestielte Bildungen, und zwar kann man einen inneren (Pedunculus) und einen äußeren Stiel (Cauliculus) unterscheiden. Verbunden werden die Stiele jeder Seite durch das sogenannte Querstück. Dorsal von den Querstücken liegt ein länglich-ovaler Körper — das Zentralganglion. Das Gehirn von *Eutermes chaquimayensis* Holmgren hat Holmgren sehr genau beschrieben, und ich werde aus dieser Beschreibung einige Sätze zitieren, bevor ich auf die Gegenüberstellung des Gehirns der beiden Kasten von *Calotermes flavicollis* eingehe.

Holmgren sagt (l. c., p. 35) von der Imago: „die Globuli bedecken kuppelförmig das Protocerebrum und bestehen wie bei *Blatta*

und *Blabera* aus einer dicken Lage sehr kleiner Ganglienzellen und aus der darunter gelegenen Markmasse (U-förmiger Körper). Die beiden Globushälften sind äusserlich nicht voneinander abgegrenzt. ... Die Markmassen sind ganz so beschaffen, wie es HALLER für *Blatta* beschreibt: es sind drei schalenförmige Bildungen, deren Boden sich in den ‚Stiel' fortsetzen. Die Globuli der beiden Gehirnhälften berühren einander nicht in der Mittellinie, sondern hier treten die Ganglienzellen der pars intercerebralis anterior bis an die bindegewebige Hülle des Syncerebrums heran.... An einem Schnitt, der beinahe medial geführt ist, bekommt man das ‚Querstück' längs geschnitten. Das Querstück liegt beinahe horizontal. Es ist eine an der oberen Seite ein wenig rinnenförmige, aus feinsten Nervenfasern zusammengesetzte, nach unten konvex gebogene Bildung. Hinten senkt sich seine Spitze in den Ganglienbelag des Protocerebrums, ohne den Globulus zu berühren, hinein. Vorn senkt es sich in die centrale Filarmasse des Protocerebrums und verbindet sich hier mit dem Pedunculus und Caulicus desselben Gehirnteiles. Der Pedunculus [1]) verläuft ebenfalls beinahe horizontal. Er ist nach oben konvex, an der unteren medialen Seite rinnenförmig. Er legt sich apical an die Globulusganglienmasse fest an, biegt hier lateralwärts hin und endet dicht unterhalb des dorsolateralen Teiles der Bindegewebshülle des Ganglions. Mehr lateral [soll wohl heissen ventral und central] in der Längsschnittserie findet man den Cauliculus, der sich direkt zu den schalenförmigen Markmassen des Globulus begibt."

Dorsal liegt ganz wie bei *Blatta* und *Blabera* das Zentralganglion von länglicher Form. Um die Globulusmarkbecher und ihre Stiele besser zu verfolgen, habe ich das Gehirn des Soldaten und der Imago (Nymphe) in Längsschnitte zerlegt (Textfig. D u. Fig. 7—10. Auf denselben sieht man sehr deutlich, wie das Querstück der Stiele „in der Mitte ziemlich breit unterbrochen ist", so daß hier eigentlich „drei verschiedene Stiele existieren".

Bei der ausgewachsenen Nymphe berühren die Globuli (*gl*) der beiden Gehirnhälften sich nicht in der Mittellinie des Gehirns, doch ist der Zwischenraum sehr eng und die Zellen der Pars intercerebralis anterior sind größtenteils in die Tiefe gedrängt (Fig. 7 u. D). Die Globuli besitzen keinen stark gewölbten Hinterrand, die Zahl

1) Wie mir Herr Dr. HOLMGREN freundlichst mitteilt, sind hier durch ein Versehen die Bezeichnungen der beiden Stiele verwechselt worden.

der Ganglienzellen ist groß, und sie finden sich noch weit hinten. Auf dem Schnitt, welcher die Markbecher *(glf)* trifft (Fig. 7), sieht man, daß die breiten Querstückshälften *(Qu)* in die Globuli hineinreichen, und ihr Abstand von den Markbechern ist nur gering. Mit der Imago gemeinsam haben die Soldaten die allgemeine Lage

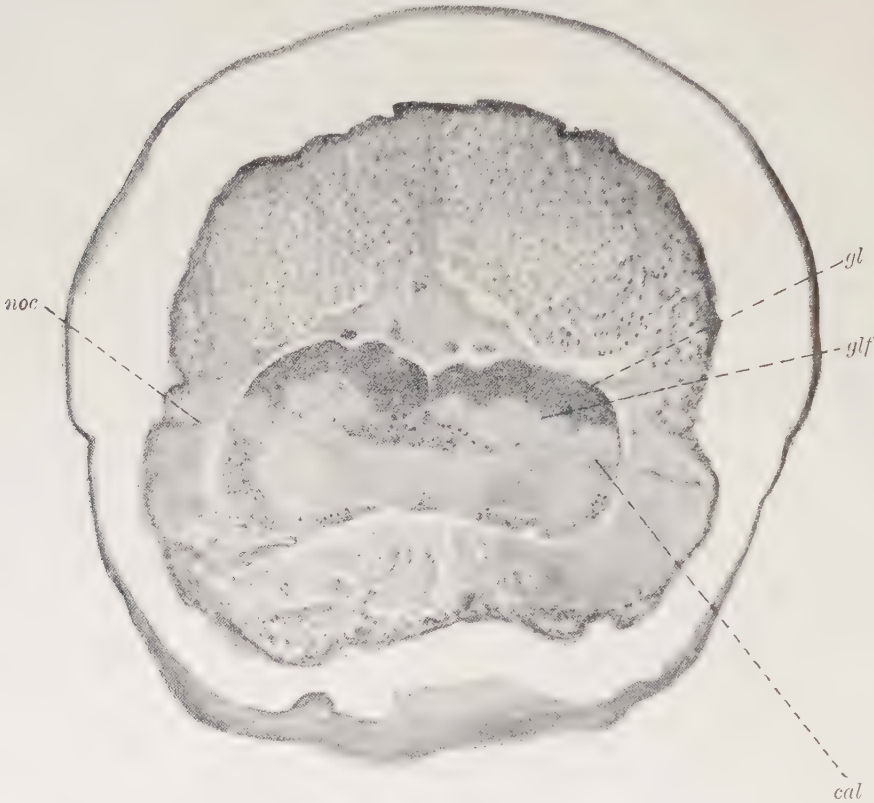


Fig. D. *C. flavicollis* (F.).
Längsschnitt durch den Kopf der Nymphe (noch höher geführt als bei Fig 10).
noc Ocellarnerv.

des Gehirns im Kopfe, aber die einzelnen Bestandteile zeigen Verschiedenheiten (Fig. 9—10). Die Globuli sind noch etwas breiter, ihr Hinterrand gewölbter, in der Gehirnmitte stoßen sie zusammen. Die dünneren und gegliederten Querstücke berühren sie höchstens auf ganz kurzer Strecke, liegen also tiefer. Die Markbecher sind vielleicht ebenfalls etwas breiter als bei der Imago, die Pedunculi *(pe)*

schärfer gebogen. Das Zentralganglion *(gc)* scheint mir beim Soldaten nicht so in die Breite gezogen zu sein. Was die Augenganglien *(go)* betrifft, so habe ich schon ihre geringen Unterschiede hervorgehoben. Bemerkenswert ist die größere Armut an Ganglienzellen beim Soldaten, die Fibrillärmassen sind hier auch kleiner, und die innere zeigt die Tendenz, mit dem Protocerebrallobus zu verschmelzen. Fast gleich gestaltet finde ich bei beiden Formen das Antennalganglion (*gan*).

Wenn Holmgren (l. c., p. 97) angibt, daß es beim Arbeiter von *Calotermes flavicollis* „einen Ocellarnerv gibt, der zu den Ocellen-

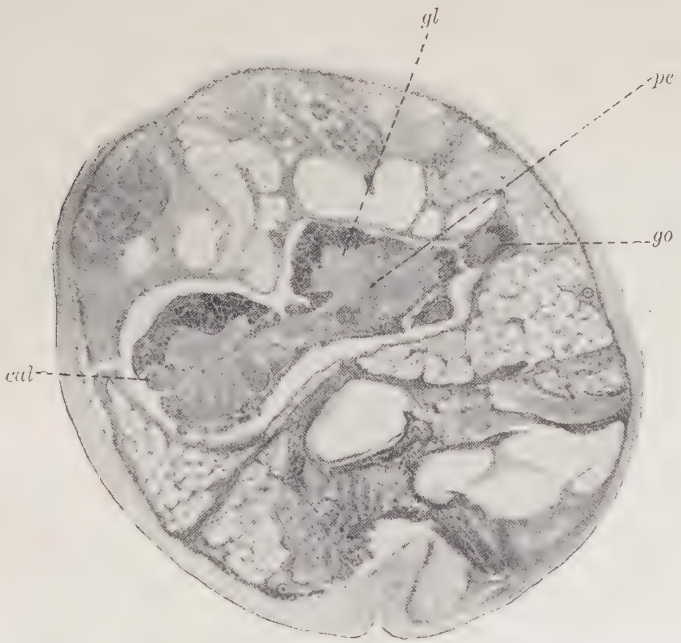


Fig. E. *C. flavicollis* (F.).
Längsschnitt durch den Kopf einer Nymphe von *Hodotermes vagans* (Hag.).

rudimenten geht", so braucht uns das nicht zu wundern, denn hier gibt es ja gar keinen besonderen Arbeiterstand, sondern nur Arbeitsnymphen. Wenn die Imagines Ocellen besitzen, so müssen diese auch bei den Nymphen angelegt sein. Ich halte es auch für zweifelhaft, ob wir von „Ocellenrudimenten" sprechen dürfen, viel-

mehr scheinen mir die Ocellen der Nymphen noch nicht ausgebildet zu sein.

Beim Soldaten sind die Ocellen äußerlich nicht sichtbar, dagegen finde ich auf Schnitten ihre Rudimente, und der hinzutretende Nerv ist recht deutlich.

Im Zusammenhang mit dem Gehirn von *Calotermes* möchte ich noch ganz kurz das von *Hodotermes vagans* besprechen. Von dieser Art (*sups. septentrionalis* standen mir nur Nymphen zur Verfügung. Das Gehirn derselben zeigt am meisten Ähnlichkeit mit dem beim Soldaten von *Calotermes* entworfenen Bilde (Fig. E). Besonders hervorheben muß ich die Form der Augenganglien (*go*). Dieselben sind hier sehr deutlich von dem Protocerebralloben gesondert, verhalten sich also anders als bei den meisten Termiten.

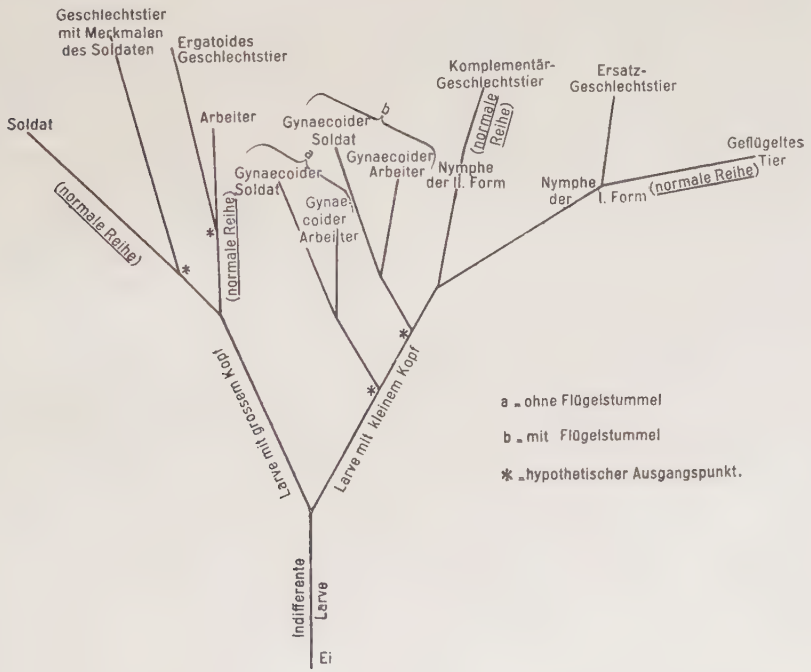
Auch im Bau des Gehirns scheinen mir somit die niedersten Termiten sehr interessant zu sein. Wenn sich mein Befund verallgemeinern läßt, so hätten wir in der eigentümlichen Verschmelzung der Augenganglien mit dem Protocerebrum einen sekundären Charakter zu erblicken, welcher erst von den höheren Termiten erworben wurde. Allerdings gibt Holmgren für die Imago von *Syntermes dirus* (Klug) — einer Metatermitide — gestielte Sehganglien an, aber es scheint sich hier um einen ganz vereinzelten Fall zu handeln, welcher meiner Annahme nicht zu widersprechen braucht.

2. Untersuchungen an *Leucotermes lucifugus* (Rossi) (Mesotermidae).

Die Veränderungen der Augenanlage im Laufe der Entwicklung.

Bei *Calotermes* sahen wir die großköpfigen Larven in der Minderzahl gegenüber den Larven mit kleinem Kopf. Durch das Vorhandensein eines besonderen Arbeiterstandes bei *Leucotermes lucifugus* sind die umgekehrten Verhältnisse bedingt. Die Larven mit großem Kopf differenzieren sich hier in Arbeiter und Soldaten, während die kleinköpfigen Larven wiederum Nymphen liefern, deren es aber zwei verschiedene Formen gibt. Mit den echten Nymphen von *Colotermes* lassen sich die sogenannten Nymphen der ersten Form vergleichen. Die aus ihnen hervorgehenden geflügelten Tiere werden nicht zur Fortpflanzung verwandt, statt ihrer die Nymphen der zweiten Form,

welche wir als Nymphen mit frühzeitig entwickelten Keimdrüsen charakterisieren können. Äußerlich erkennt man diese Nymphen der zweiten Form an den kurzen Flügelstummeln und den nur schwach pigmentierten Augen. GRASSI nannte die aus denselben entstandenen Geschlechtstiere Komplementär-Geschlechtstiere im Gegensatz zu den Ersatz-Geschlechtstieren, welche wie bei *Calotermes flavicollis* aus den Nymphen mit langen Flügelstummeln (bei *Leucotermes* aus der ersten Form) hervorgehen können. Der anormale Weg der Fortpflanzung ist somit bei beiden Arten der gleiche, der normale dagegen verschieden. Da ich die Augenorganisation der verschiedenen Bewohner des *Leucotermes*-Staates zu besprechen habe, will ich zum besseren Verständnis ein Schema ihres Entwicklungsganges geben. Es sind dabei auch einige selten vorkommende Formen berücksichtigt, welche mir nicht zur Verfügung standen.[1])



1) Die Häutungen sind hier nicht berücksichtigt. Dagegen hat dies HOLMGREN in dem kürzlich erschienenen 3. Teil seiner „Termitenstudien" getan (p. 148). Er gibt dort ein Schema der verschiedenen Entwicklungsstadien auf Grund der GRASSI'schen Untersuchungen.

Ich möchte gleich bemerken, daß die Augen bei den Nymphen sehr wohlausgebildet, bei den Soldaten und Arbeitern dagegen stark reduziert sind. Also Soldat und Arbeiter einerseits und Nymphe andrerseits sind hinsichtlich der Augen sehr verschieden. Wenn man nun den Entwicklungsgang rückwärts verfolgt (s. Schema), so kommt man auf die großköpfigen und kleinköpfigen Larven. Beide Gruppen sind im *Leucotermes*-Staate sehr individuenreich, so daß *Leucotermes lucifugus* sehr geeignet ist für die Feststellung des Stadiums, auf welchem die erste Differenzierung der Augenanlage beginnt.

Alle neueren Autoren lassen den lichtbrechenden Teil des Einzelauges aus umgewandelten Epidermiszellen hervorgehen und sehen in der Augenanlage ursprünglich eine Verdickung der Epidermis. Es findet keine Einstülpung derselben statt, im Gegensatz zu den Ocellen. (Neuerdings wird vielfach auch hier eine Invagination bezweifelt.) Besonders Johansen (23) hat das Verdienst der richtigen Auseinanderhaltung des lichtbrechenden und lichtrezipierenden Teils im zusammengesetzten Auge; ihm verdanken wir auch den Beweis, daß am Aufbau des ersteren 6 Zellen, nämlich 4 krystallogene und 2 Pigmentzellen, teilnehmen, während der letztere aus 7 Zellen (Retinulae) in jedem Omma besteht. Als Johansen seine Beobachtungen machte, kannte man noch kein Insectenauge mit echten Corneagenzellen, wie sie in der Regel bei Crustaceen vorkommen. Es blieb Hesse (20) vorbehalten, die Homologie zwischen den corneagenen und den Pigmentzellen erster Ordnung nachzuweisen und damit den lange angenommenen Unterschied des Branchiaten- und Tracheatenauges für unwesentlich zu erklären. Keiner der vielen Forscher, welche sich mit der Komplexaugenentwicklung befaßt haben, konnte uns ein lückenloses Bild von den ziemlich komplizierten Vorgängen geben. Erst in neuester Zeit ist es Berlese gelungen, diese Lücke auszufüllen, als er die Augenentwicklung an *Polistes gallica* studierte (4, p. 663—666). Ich werde kurz über die mir äußerst wichtig scheinenden Beobachtungen von Berlese berichten.

Schon bei sehr jungen Larven sah er Gruppen von je 7 Zellen, die Retinulae, mit dem Augennerv in Verbindung stehen und zwischen diesen Nervenzellen indifferenzierte Epidermiszellen liegen. Nach einiger Zeit beginnen alle Zellen stark in die Länge zu wachsen, ohne ihre gegenseitige Lage zu verändern. Unter dem Einfluß der Retinulae bildet nun eine der Hypodermiszellen einen

sehr großen Kern, und wir sehen, wie sich diese Zelle zwischen die distalen Fortsätze der Retinulae hineinschiebt. Berlese nannte sie optogene Zelle [nicht zu verwechseln mit der optogenen Zelle von Viallanes; Viallanes läßt aus seiner optogenen Zelle das ganze Omma, die Retinulae mit einbegriffen, entstehen (vgl. 36)]. Auf amitotischem Wege teilt sie sich in 6 Tochterzellen', von welchen 4 die Lage über den Retinulae behalten und 2 sich seitlich an die letzteren anlegen. Damit sind die 4 Semper'schen und die 2 corneagenen Zellen gebildet. Die nun weiter folgenden Vorgänge, Bildung des Rhabdoms, Ausscheidung des Krystallkegels und der Cornea, sind schon längst bekannt, und ich brauche deshalb auf dieselben nicht einzugehen.

Die Augenanlage der indifferenten Larve von *Leucotermes lucifugus* (Stadium 1) ist genau so gebaut wie bei *Calotermes flavicollis* (s. Fig. A), d. h. eine zuerst einförmige Zellenanhäufung, die sich später in eine äußere Schicht mit kleinen Zellkernen und eine innere mit großen Kernen differenziert. Das Wachstum der ersteren scheint schneller vor sich zu gehen als bei *Calotermes*, denn ich finde beide Kernarten bereits auf einem Stadium nahezu gleichgroß, welches früher ist als dasjenige, welches dem auf Fig. 1 abgebildeten (von *Calotermes*) entsprechen würde. Ich will die beiden Zellenschichten der Kürze halber Schicht 1 und 2 nennen. Die Beobachtung glaube ich bestimmt gemacht zu haben, daß bei den jüngsten Larven mit kleinem und mit großem Kopf die Augenanlage gleichgestaltet ist. Es sei zuerst die Entwicklung der Augenanlage bei den kleinköpfigen Larven geschildert. Fig. 11—12 zeigen die Augenanlage einer Larve mit 12gliedrigen Fühlern (Stadium 2). Der Augennerv (*no*) ist noch recht dünn, er scheint auf Schnitten häufig nicht in die Mitte der Augenanlage zu münden, was wohl damit zusammenhängt, daß er kurz vor der Einmündung umbiegt, so daß ein Endstück vielfach nicht zusammen mit der Augenanlage getroffen wird. Bei zunehmender Dicke des Nervus opticus schwindet dies mehr und mehr. Die Cuticula (*cu*) ist bereits stellenweise über der Augenanlage verdünnt (Fig. 11). Unter den Kernen der Schicht 1 fallen einige auf, die groß und chromatinreich sind (Fig. 12 *opt. k*). Ich fasse sie als optogene Kerne im Sinne Berlese's auf. Die Kerne der Schicht 2 (*rk*) zeigen bereits Spuren einer Gruppierung. Ich kann aber nirgends bemerken, daß der Augennerv Fortsätze in die Augenanlage sendet, wie dies auf späteren Stadien so deutlich zu sehen ist. Bei der Larve mit 14—15gliedrigen Fühlern (Stadium 3) bemerken wir eine starke Verbreiterung des zahlreiche Kerne

tragenden Augennervs (Fig. 13). Auch die Augenanlage hat bedeutend an Dicke zugenommen. Der wichtigste Unterschied gegenüber dem Stadium 2 ist die vollständige Gruppierung der Kerne der Schicht 2 (*rk*). Ihre Zellen bilden Zapfen, an die Fortsätze des Augennervs treten. Über diesen Zellenzapfen liegt häufig eine sich nicht färbende Partie, die durch eine Kette von kleinen Kernen der Schicht 1 begrenzt wird. Man kann sich nur denken, daß diese kleinen Kerne aus einer Teilung von großen entstanden sind. Es will mir auch scheinen, daß diese Kerne stellenweise die charakteristische Lage einnehmen, wie sie die Semper'schen Kerne und die Kerne der corneagenen Zellen zeigen. Hervorheben möchte ich noch, daß die Cuticula über der Augenanlage nicht an Dicke zugenommen hat, während sie die übrige Epidermis bereits mit einer sehr dicken Chitinschicht umgibt.

Denken wir uns die eben geschilderte Anordnung der Kerne der Schicht I überall durchgeführt, so haben wir ein im Prinzip fertig angelegtes Komplexauge, wie es die jüngsten Nymphen der zweiten Form zeigen (Stadium 4). Fig. 17 von einer solchen Nymphe zeigt, wie aus der verdünnten planen Cuticula eine leicht facettierte Cornea entsteht. Man kann ferner annehmen, daß aus den sich nicht färbenden Partien in der Augenanlage des vorhergehenden Stadiums die primitiven Krystallkegel (*k*) hervorgehen. — Bei der Nymphe der ersten Form ist immer reichlich Pigment vorhanden, welches sich bis in die Ganglien erstreckt (Fig. 18). Es hat auch hier den Anschein, als stünden die vielen Zellen des Nervus opticus mit der Wanderung des Pigments in Beziehung. Ein ähnlich aussehendes Auge erhält die Nymphe der zweiten Form erst mit der Entwicklung zum Komplementär-Geschlechtstier (Fig. 19). Diese Abbildung bezieht sich auf ein erst kurze Zeit geschlechtsreifes Tier, bei den älteren dürften sowohl Augenganglien als auch Retinulae in der gleichen Weise degenerieren, wie dies Holmgren für die Königinnen von *Eutermes chaquimayensis* nachgewiesen hat.

Bei *Leucotermes* sind gegenüber *Calotermes* noch merkwürdigere Verhältnisse gegeben, weil ein besonderer Nymphenstand existiert. Unsere Kenntnis der Biologie von *Leucotermes lucifugus* schließt es vollkommen aus, daß diese Nymphen und die aus ihnen hervorgehenden Komplementär-Geschlechtstiere dem Tageslicht ausgesetzt werden. Trotzdem wird ein gut entwickeltes Auge mit facettierter Cornea herangebildet. Es scheinen mir aber doch Unterschiede gegenüber dem Auge des geflügelten Tieres vorhanden zu sein, und zwar haupt-

sächlich im allgemeinen Bau. Das Auge der Imago ist gewölbter mit feineren und zahlreicheren Facetten (Textfig. F, Fig. 4 u. 30). Vielleicht

Fig. F. Querschnitt durch den Kopf einer geflügelten Imago von *Leucotermes lucifugus* (Rossi). Augen pigmentfrei. *ikr* innere Kreuzung. *akr* äußere Kreuzung.

ist diese Tatsache nicht nur entwicklungsgeschichtlich zu erklären, sondern hat auch seine physiologischen Gründe.

Betrachten wir jetzt, was mit der Augenanlage bei den Larven mit großen Köpfen geschieht. Auf Stadium 2 (Fühler 12gliedrig) sind noch fast keine Unterschiede gegenüber den kleinköpfigen Larven vorhanden. Höchstens läßt sich im allgemeinen sagen, daß die Chitinschicht über der Augenanlage dicker ist. Wirklich auffallend werden die Unterschiede erst bei den Larven des Stadiums 3 (Fühler 14—15gliedrig). Bei der großköpfigen Larve kann man hier nicht mehr von einer Augenanlage sprechen (Fig. 14). Verglichen mit Stadium 2 ist nicht nur ein Stillstand eingetreten, es muß sogar ein Rückbildungsprozeß begonnen haben, denn die deutliche Zweischichtigkeit ist verloren gegangen. Man beachte auch den dünnen Nerv (*no*) und die sehr dicke Cuticula (*cu*). Aus den großköpfigen Larven mit 14—15gliedrigen Fühlern gehen einerseits die Arbeiter, andrerseits die Soldaten hervor, deren Augenrudiment ich getrennt besprechen möchte. Beim Arbeiter (Fig. 15) ist der Augennerv etwas dicker geworden, die Basalmembran noch teilweise erhalten. Die Zahl der Zellen im Augenrudiment scheint sich vermehrt zu haben, was alles darauf hindeutet, daß eine gewisse Funktion erhalten bleibt. Fig. 15 stimmt gut überein mit der Abbildung, welche Holmgren vom Augenrudiment der Arbeiter von *Rhinotermes taurus* Desn. (= *nasutus* Perty) — gleichfalls eine Mesotermitide — gegeben hat (l. c., tab. 2 fig. 12). Nur fehlt bei *Leucotermes lucifugus* das Pigment („kreiförmige oder U-förmige Pigmentanhäufungen").

Das viel schmächtigere Augenrudiment des Soldaten (Fig. 16) zeigt nahezu denselben Bau, nur ist hier die Basalmembran vollständig verloren gegangen. Die Cuticula ist etwa 4—5mal so dick wie das Augenrudiment. Wenn ich gesagt habe, daß das Augenrudiment des Arbeiters und ebenso des Soldaten eine gewisse Funktion behält, so ist selbstverständlich damit nicht die Funktion als Sehorgan gemeint. Ein Reagieren auf Lichtreize kann aber auch hier sehr wohl erhalten bleiben. Holmgren hat die Vermutung ausgesprochen, daß der Nervus opticus als Hauptnerv in Aktion tritt, was aber noch zu beweisen bleibt.

Unterschiede im Bau des Syncerebrums bei den verschiedenen Kasten.

Zum Vergleich habe ich hauptsächlich die drei Endstufen, Geschlechtstier, Arbeiter und Soldat, herangezogen. Die letzteren bilden

durch die reduzierten Augenganglien eine besondere Gruppe, welcher man die Geschlechtstiere mit wohlentwickelten Augenganglien gegenüberstellen muß. Auf Längsschnittserien ist leicht zu erkennen, daß die Globuli aller Formen in der Mitte zusammenstoßen, sich aber sehr verschieden weit nach hinten erstrecken (Fig. 20, 22, 25). Auf der Höhe der Markbecher (*glf*) findet man beim Geschlechtstier (Fig. 20) den hinteren Einschnitt des Protocerebrums verhältnismäßig seicht, d. h. die Globularzellen reichen medial nicht viel weiter nach hinten als lateral. Wie bei der Nymphe von *Calotermes flavicollis* legen sich die Querstückshälften (*qu*) breit den Globuli (*gl*) an. Die Markbecher (pilzhutförmige Gebilde) finde ich verhältnismäßig schmäler als bei den Arbeitstieren, die Querstücke und Cauliculi (*cal*) stärker gebogen. — Soldat und Arbeiter besitzen ein gleichstark reduziertes Augenganglion. Lateral vom eigentlichen Protocerebrum liegt die kugelförmige innere Fibrillärmasse (*if*), mit den Protocerebralloben durch einen schmalen Stiel verbunden (Fig. 23 u. 26). Bei starker Vergrößerung (Fig. 24) läßt sich auch eine winzige äußere Fibrillärmasse (*af*) erkennen, zwischen beiden gibt es eine Ganglienzellmasse von ovaler Gestalt. Das ganze Augenganglion ist vollständig in das Protocerebrum hineingerückt, von welchem somit auch der dünne Augennerv (*no*) entspringt.

Durch die enorme Ausdehnung der Fontanell(Stirn-)drüse beim Soldaten (Fig. 27) ist eine Reihe von Unterschieden im Gehirn bedingt. Diese Drüse drängt beim Soldaten die hinteren medialen Spitzen der Globuli (*gl*) sehr weit auseinander (Fig. 25—26), gleichzeitig auch die beiden Querstückshälften (*qu*). Letztere sind hier eigentümlich winklig (Fig. 26). Beim Arbeiter (Fig. 22—23) ist der hintere Einschnitt tief und eng, weil die Stirndrüse schwache Entwicklung zeigt. Die Cauliculi (*Cal*) verlaufen beim Soldaten fast gerade, beim Arbeiter gebogen, bei beiden sind sie breiter mit den Globuli verwachsen als beim Geschlechtstier. Eine weitere Eigentümlichkeit des Soldaten ist das nahe Heranrücken des ganzen Gehirns an die Oberfläche. Im allgemeinen sind die Antennalganglien (*gan*) der Arbeitstiere besser entwickelt als beim Geschlechtstier, doch fällt dieser Unterschied niemals so stark auf wie bei den übrigen sozialen Insecten.

Die hier kurz skizzierten Unterschiede widersprechen nicht der Annahme, daß die Globuli die wichtigste Intelligenzsphäre darstellen. Neuere Untersuchungen von v. Alten (1), Pietschker (31), Wheeler (37) u. A. an dem Gehirn der Ameise und Honigbiene haben

aber gezeigt, daß wir die geistigen Fähigkeiten der Insecten nicht allein nach der Ausbildung der Globuli beurteilen dürfen, daß hierzu auch das übrige Gehirn in Betracht zu ziehen ist.

3. Metatermitidae.

Im großen und ganzen verhalten sich die Arten dieser Familien hinsichtlich der Augen so wie *Leucotermes lucifugus*. Fast alle besitzen eine besondere Arbeiter- und Soldatenkaste mit stark redu-

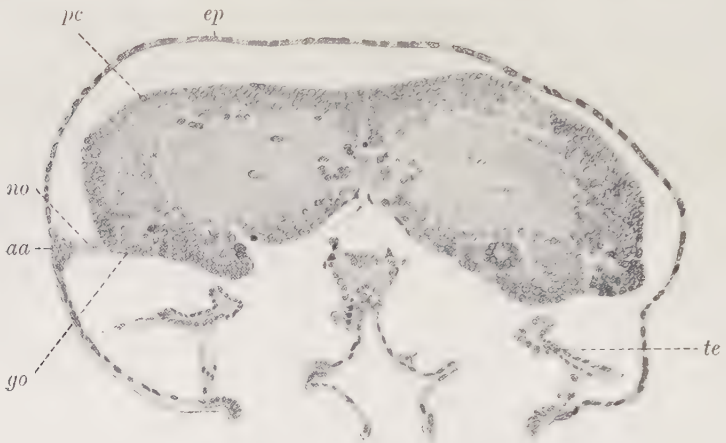


Fig. G. Querschnitt durch den Kopf einer indifferenten Larve von *Odontotermes obscuriceps* (WASM.).

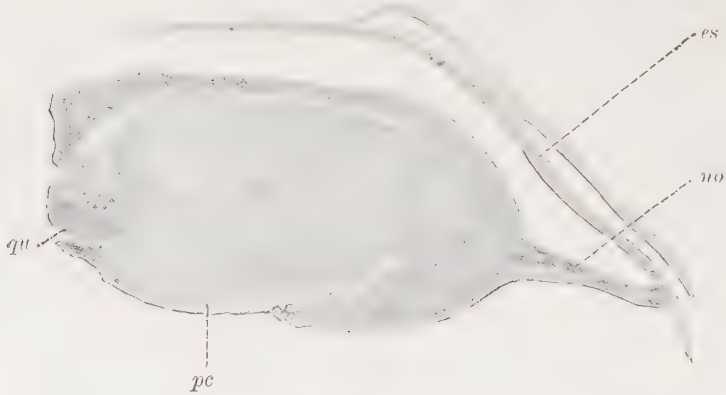


Fig. H. Teil eines Querschnitts durch das Oberschlundganglion einer älteren Larve derselben Art.

zierten Komplexaugen und Augenganglien, wie wir sie vorhin betrachtet haben. Ich brauche deshalb nicht detaillierte Schilderungen zu geben und möchte nur diesen Befund an der Hand einiger Abbildungen illustrieren.

Die Augenanlage der indifferenten Larve von *Odontotermes obscuriceps* Wasm. (Fig. G) zeigt dasselbe Bild wie bei *Calotermes* und *Leucotermes*; zufälligerweise sind auf diesem Schnitt keine Zellkerne im Nervus opticus zu sehen, wir bemerken sie aber auf Fig. H, welche nach einem etwas älteren Stadium gezeichnet ist. Fig. 28 soll die Form der Globuli (*gl*, zugespitzt) und den Verlauf der beiden Antennalnerven beim Arbeiter derselben Art zeigen. Die Nymphen besitzen wie bei *Leucotermes* und *Calotermes* fertig entwickelte Komplexaugen (Fig. 30). Nur die Cornea ist noch nicht ausgeschieden. Man beachte auch hier wieder die geringere Facettenzahl gegenüber der Imago.

Um über die Lage des Gehirns im Kopfe ein klares Bild zu erhalten, habe ich bei einer Soldatennymphe von *Odontotermes* den Kopf total mit Boraxkarmin gefärbt. Man bekommt sehr schöne Präparate (Fig. 29) und sieht, daß das Protocerebrum trotz der starken Reduktion der Augenganglien an der Stelle, wo der dünne Augennerv entspringt, einen deutlichen Vorsprung bildet, mithin nicht vollständig abgerundet ist, wie es Holmgren schildert. Bei dieser Art (*Odontotermes monodon* Gerst.) führt der Augennerv zu einer Anhäufung pigmentierter Zellen. Wahrscheinlich handelt es sich um dasselbe feinkörnige Pigment — bei *monodon* und den übrigen Arten der *badius*-Gruppe ist es besonders dicht —, wie es Holmgren für die Augenanlage des Arbeiters von *Rhinotermes taurus* abbildet. Ich habe diese Frage nicht näher untersuchen können. Ein Schnitt durch den Kopf der Soldatennymphe (Fig. J) zeigt uns das Vorhandensein eines rudimentären Augenganglions (*go*).

Beim Soldaten (Nasutus) von *Eutermes holmgreni* Ros. ist der Augennerv (*no*) auffallend dick (Fig. K). *E. holmgreni* gehört zu den schwarzen *Eutermes*-Arten. Bei einer derselben (*monoceros* Koen. auf Ceylon) ist es bekannt, daß sie gar nicht lichtscheu ist. Es müßte von größtem Interesse sein, alle schwarzen Metatermitiden, Arbeiter und Soldaten auf ihr Augenrudiment und den Nervus opticus zu prüfen. Man könnte dann feststellen, ob sich dieselben unter dem Einfluß des Aufenthalts im Tageslicht verändern.

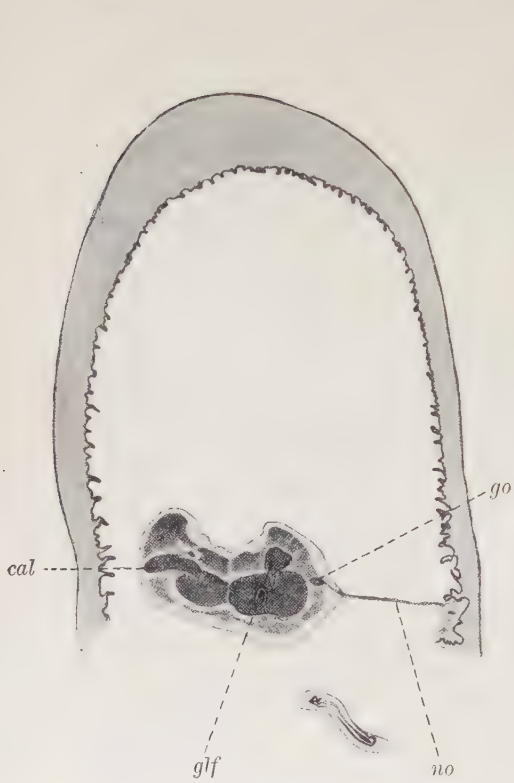


Fig. J.

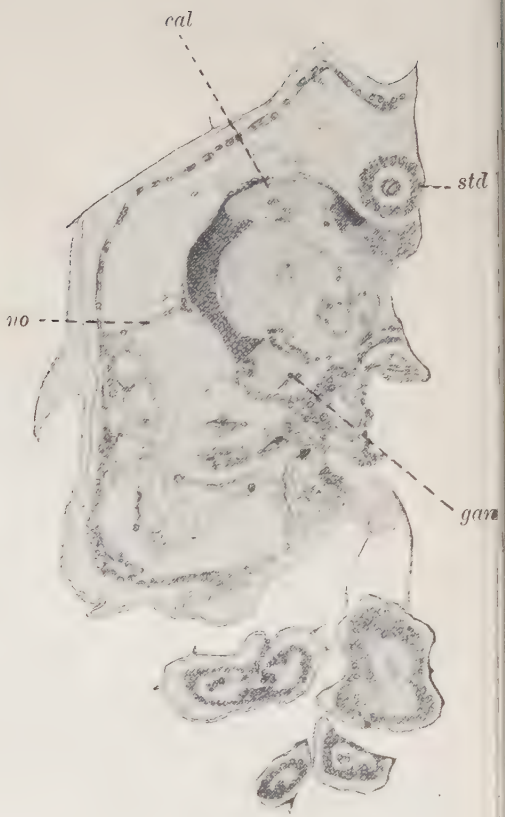


Fig. K.

Fig. J. Längsschnitt durch den Kopf einer Soldatennymphe von *Odontotermes monodon* (GERST.). (Nur das Gehirn eingezeichnet.)

Fig. K. Hälfte eines Querschnittes durch den Kopf der Soldatennymphe von *Eutermes holmgreni* Ros. *std* Stirndrüse.

Das Komplexauge der Termitenimago.

(Textfig. F, Fig. 4, 31—35.)

Ich habe bisher kurzweg vom Geschlechtstier gesprochen und nicht Männchen und Weibchen unterschieden. Bei den Termiten findet man am Gehirn der beiden Geschlechter nur geringfügige Unterschiede — im Gegensatz zu den übrigen sozialen Insecten. Bei der Drohne z. B. ist das Auge und damit das Ganglion opticum viel stärker entwickelt als bei der Bienenkönigin und Arbeiterin, woraus sich wieder andere Unterschiede im Bau des Syncerebrums

erklären. Bei manchen Termitenarten mögen die beiden Geschlechter verschieden große Komplexaugen besitzen, sicherlich aber zeigen sehr viele Arten diesen Unterschied nicht. Aus diesem Grunde werde ich das Auge des männlichen und weiblichen Tieres nicht getrennt besprechen. Bei den 3 von mir näher untersuchten Arten (*Calotermes flavicollis, Leucotermes lucifugus, Microtermes vadschaggae*) setzt sich das Auge aus sehr vielen kleinen Facetten zusammen. Ein einigermaßen medialer Schnitt trifft ungefähr 15—18 derselben (Textfig. F, Fig. 4, 31) gegen 11—14 bei der Nymphe (Fig. 2, 3, 17—19, 30). Die Linse des Einzelauges ist außen nicht stark gewölbt, innen fast gerade, zwischen den Einzellinsen gibt es außen keine planen Partien, wie etwa beim Auge von *Embia* (s. Redikorzew, 33). Was einem sofort auffällt, sind die riesigen Semper'schen Kerne, welche fast die Hälfte der Krystallkegel einnehmen. Letztere verjüngen sich proximal ziemlich stark; ihre größte Breite beträgt etwa $^3/_4$ der Länge. Wenn man die Unterscheidung zwischen euconen und pseudoconen Augen machen will, so gehört das Termitenauge dem pseudoconen Typus an.

Die 4 Semper'schen Kerne sind auf Querschnitten sehr deutlich zu sehen (Fig. 34 *sk*), aber die Zellgrenzen sind bei ihnen und den Sehzellen meist undeutlich. Gewöhnlich füllt das Pigment die Partie unter den Krystallkegeln vollkommen aus, nur ein schmaler weißer Streifen deutet die Grenze zwischen den einzelnen Facetten an (Fig. 31). Etwas schwächer ist das Pigment oberhalb der Krystallkegel. Man kann deshalb die Rhabdome nur im pigmentfreien Auge studieren. Hier sieht man die Pigmentzellen erster Ordnung lateral von den Semper'schen Zellen, doch wesentlich tiefer, liegen. Ihre kleinen Kerne bilden zusammen mit den Semper'schen Kernen einen Halbkreis. Echte corneagene Zellen fehlen somit. Es sind 7 Retinulazellen vorhanden (Fig. 33 u. 37 *rk*), sehr langgestreckte Gebilde (Fig. 32). Eine Differenzierung in innere und äußere Sehzellen ist nicht vorhanden, was schon aus dem ununterbrochenen Verlauf des Rhabdoms (*rb*) hervorgeht. Letzteres umfaßt den proximalen Teil des Krystallkegels (*k*), einen richtigen Stiftchensaum konnte ich nicht beobachten. Die Kerne der Sehzellen (*rk*) scheinen in denselben auf sehr verschiedener Höhe zu liegen, meist findet man auf dem Schnitt jederseits 2 übereinander, doch lieferte mir schon ein Querschnitt 7 gleichgroße Kerne (Fig. 35). Die langen Pigmentzellen zweiter Ordnung mit kleinem Kern (*pg II*) erstrecken sich weit nach innen.

Vergleicht man das Komplexauge der Termiten mit demjenigen von *Periplaneta orientalis*, wie es Hesse beschreibt (20), so ergeben sich recht große Unterschiede: *Periplaneta* hat echte Corneagenzellen, kleine Semper'sche Kerne; die Retinulakerne liegen weit auseinander, und es findet sogar bisweilen eine Differenzierung in innere und äußere Sehzellen statt; ferner ist die Rhabdomzone viel breiter. Im allgemeinen können wir dem Blattidenauge einen ursprünglicheren Charakter zusprechen.

Die großen Verschiedenheiten im Bau der Augen der beiden Ordnungen widersprechen nicht der Auffassung, daß die Termiten und Blattiden von gemeinsamen Vorfahren abzuleiten seien. Dürfen wir doch einem Organ, welches so vielen Abänderungen unterworfen ist, keine große Bedeutung für phylogenetische Schlüsse beimessen. In diesem Sinne fasse ich auch die Ähnlichkeit des Embienauges mit den Augen apterygoter Insecten, wie sie Redikorzew angibt, nicht unbedingt als Beweis für den primitiven Charakter der Embien auf.

Die Ocellen der Termitenimago
(nach Untersuchungen an *Leucotermes lucifugus*).

Bei den meisten Termitenimagines findet man neben den Komplexaugen, doch meist etwas weiter vorn, kleine helle Gebilde von runder bis länglich ovaler Form. Dies sind die Ocellen, welche rein äußerlich denen von *Periplaneta* ähneln. Vielen niederen Termiten (*Termopsis-Hodotermes*) fehlen sie ganz, ausnahmsweise auch einigen Meso- und Metatermitiden. Bei den Arbeitern und Soldaten dieser Familien sind sie gleichzeitig mit den Komplexaugen reduziert. Schon das Fehlen der Ocellen bei einer Reihe von Gattungen läßt uns vermuten, daß wir es bei den Termiten nicht mit hochentwickelten Organen zu tun haben. Dies bestätigt auch die Untersuchung des inneren Baues. Den Verlauf des Ocellarnervs (Tömösvary'scher Nerv) bei den Termiten beschreibt Holmgren folgendermaßen: „Die Hauptmasse der Tömösvary'schen Fasern entspringt an dem ventralen hinteren Teil des Protocerebrums ziemlich nahe an der Medianebene des Syncerebrums, von den da gelegenen Ganglienzellen. Von hier läuft das Faserbündel am Beginn gerade dorsalwärts an der Lateralseite des Querstücks der Stiele vorbei. Dann biegt das Bündel seitwärts. Es wird allmählich dicker, so dass es beinahe kolbenförmig ist, wenn es die Oberfläche des Proto-

cerebrums erreicht. Von dieser Anschwellung geht der Tömösvary'sche Nerv aus."

Ich finde bei *Leucotermes* diesen Nerv ziemlich dick (Fig. 36 *noc*) und sehe ihn kontinuierlich in die Retina übergehen. Eine besondere postretinale Region scheint mir somit zu fehlen.

v. Reitzenstein (34) hat gezeigt, wie bei *Periplaneta* und *Cloeon* und wahrscheinlich allen übrigen Insecten die Ocellen durch Invagination der Hypodermis entstehen. Die Ocellen sind deshalb auch bei *Periplaneta* ursprünglich dreischichtig. Schicht 1 und 2 (von außen) verschmelzen hier vollständig, und man kann nur nach der Anordnung der Kerne zwei Elemente, die vitreogenen Zellen und die Retinazellen unterscheiden. Schicht 3 liefert die postretinale Membran.

Wie gesagt, ist bei *Leucotermes* die Grenze zwischen Schicht 2 und 3 undeutlich, deutlicher dagegen zwischen Schicht 1 und 2. Die Retinazellen finde ich vollkommen unregelmäßig angeordnet, aber in der Schicht 1 längliche Zellen mit parallel gereihten Kernen (Fig. 37). Offenbar sind dies die vitreogenen Zellen. Der Stiel der Einstülpung ist bei der Imago immer vorhanden und vielleicht noch deutlicher als bei *Periplaneta*. Unter der verdickten Cuticula findet sich eine undeutliche Linse.

Reitzenstein gibt zum Schluß folgende Schilderung des Blattidenocellus: „Es kommt also weder zur vollständigen Differenzierung eines Glaskörpers und einer Retina mit Rhabdomen, noch zur Ausbildung von einem Tapetum, und, was das Auffallendste ist, von Pigment. Hierdurch ist das Auge als ein außerordentlich einfaches charakterisiert." Das alles läßt sich auch vom Ocellus des *Leucotermes* sagen.

Reitzenstein bemerkt dann noch: „Diese Rückbildung ist wohl auf den Aufenthalt der Tiere im Dunkeln zurückzuführen und könnte zu der Annahme verleiten, man hätte es hier nicht mit lichtrezipierenden, sondern mit Leuchtorganen zu tun. Das ist aber nicht der Fall, denn ich habe die Tiere mehrfach im Dunkeln unter dem Mikroskop untersucht und nicht das geringste Leuchten bemerkt." — Wenn nun die Termiten ebenso einfache Ocellen haben, so erscheint die Vermutung nicht unberechtigt, daß die Ocellen bei beiden Ordnungen nicht reduziert sind, sondern ursprünglich einfache Organe darstellen. Man könnte einwenden, daß auch die Termiten das Tageslicht meiden. Demgegenüber muß bemerkt werden, daß

die Ocellen ebenso wie die hochentwickelten Komplexaugen wahrscheinlich nur während der kurzen Zeit vom Ausschwärmen bis zur Koloniegründung in Funktion treten. Sonst könnte man nicht verstehen, warum diese Organe den Arbeitern und Soldaten fehlen.

Entstehung von Ganglienzellen im Sehzentrum während der postembryonalen Entwicklung.

Meine sehr zahlreichen Schnittserien von Tieren der verschiedensten Altersstufen erlauben mir eine kurze Betrachtung dieses Vorganges. Früher war man allgemein der Ansicht, daß mit dem Abschluß der Embryogenese die Bildung von Ganglienzellen im Gehirn der Insecten aufhört. In neuerer Zeit aber haben mehrere Arbeiten den Beweis geliefert, daß auch postembryonal Ganglienmasse neu gebildet wird. Besonders Bauer (3) untersuchte diese Frage sehr eingehend. Was uns hier speziell interessiert, sind seine Beobachtungen am Augenganglion („Komplexaugencentrum") verschiedener Insecten, sowohl metaboler (*Culex*, *Dytiscus*, *Vanessa*, *Vespa*, *Formica*) wie auch ametaboler (*Aeschna*, *Machilis*). Zwischen der Fibrillärmasse und den Ganglienzellen fand Bauer Komplexe mit großen Zellen, welche er als Bildungsherde bezeichnete, weil zahlreiche Mitosen auf eine stattfindende Umwandlung schließen lassen. Diese Kernspindeln finden sich immer zwischen den großen Zellen und kleinen Ganglienzellen. Es war darum die Vermutung sehr naheliegend, daß hier Ganglienzellen neu entstehen. Bauer beobachtete zwei verschiedene Mitosen und erklärt sie folgendermaßen. Ein Neuroblast (große Zelle) liefert zwei ungleiche Teilungsprodukte, die Ganglienmutterzelle und einen Neuroblasten. Ersterer teilt sich in zwei gleichgroße Ganglienzellen, während der Neuroblast den ersten Teilungsprozeß wiederholt.

Im Termitengehirn habe ich die Spindeln nicht so häufig gefunden, wie dies Bauer angibt. Dafür sind sie bisweilen sehr auffallend und schon bei schwacher Vergrößerung zu erkennen. Fig. 38 bildet ein Stück aus dem Sehganglion einer Nymphe von *Calotermes flavicollis* ab. Die großen länglichen Zellkerne gehören zum Bildungsherde, welcher nach seiner Lage zwischen innerer und äußerer Fibrillärmasse dem ersten Bildungsherd von Bauer entspricht. Zwischen diesen Zellen und den kleinen Ganglienzellen liegt eine Spindel. Sie ist sehr groß, so daß wir wahrscheinlich die Teilung eines Neuroblasten vor uns haben. Ich habe auch kleinere Mitosen

gefunden, doch fehlen mir die späteren Stadien, um zu entscheiden, ob wirklich die Teilungsprodukte bei den großen und kleinen Spindeln verschieden sind. Es scheint mir kein Zufall zu sein, daß ich die zahlreichsten Methoden bei den Nymphen beobachtete. Während des Nymphenstadiums gelangen die meisten Organe zur definitiven Ausbildung, wie wir gesehen haben, auch die Augen mit ihren Ganglien. Bei den jungen Arbeitern und Soldaten konnte ich im Augenganglion keine Kernspindeln finden. In Anbetracht der in den vorhergehenden Kapiteln geschilderten Reduktion des Sehorgans ist dies ohne weiteres verständlich.

Diese Vorgänge konnte ich nur ganz nebenbei beachten. Nichts anderes bezweckt meine Schilderung, als an einem neuen Beispiel zu zeigen, daß noch kurz vor der Entwicklung zum fertigen Insect das Sehzentrum Zuwachs an Ganglienmasse erhält.

Allgemeine Schlüsse.

Wie wir gesehen haben, besitzen die jüngsten Termitenlarven alle gleichgestaltete Augenanlagen. Dieses Verhältnis bleibt auch noch kurze Zeit bestehen, nachdem die Differenzierung in Larven mit großem und solche mit kleinem Kopf eingetreten ist. Man kann nur annehmen, daß durch verschiedene Ernährung aus der indifferenten Larve beide Formen gezüchtet werden.

Offenbar müssen wir das Vorhandensein von Komplexaugen bei den Arbeitern und Soldaten, wie sie sich heute nur bei den niederen Termiten finden, als primitives Merkmal ansehen. Durch den ständigen Aufenthalt im dunklen Nest (Wanderungen werden nur in geschützten Gängen, Galerien, unternommen) sank bei sehr vielen Arten der Nutzen des Komplexauges auf ein Minimum herab. Als Folge trat dann die Verkümmerung der Sehorgane ein. Die vorhergehenden Kapitel haben gezeigt, mit welcher Zähigkeit an dem einmal ausgebildeten Organ selbst in den Fällen festgehalten wird, wo kein offenbarer Nutzen vorliegt. Deshalb kann die Rückbildung der Augen nur sehr allmählich erfolgt sein; dafür sprechen auch die vielen Übergangsformen, bei welchen man trotz starker Rudimentierung noch immer von einem Sehorgan sprechen darf. Als Beispiel hierfür mag das Auge des Soldaten von *Calotermes flavicollis* gelten. — Je stärker nun das Auge des erwachsenen Arbeitstieres die Rückbildung zeigt, desto früher muß sich natürlich ein Unterschied in den Augenanlagen der Larven bemerkbar machen. Im extremsten Fall, wie er sich bei

Leucotermes lucifugus und wohl den meisten Metatermitiden findet, haben eben nur die jüngsten Larven gleichgestaltete Augenanlagen. Während nun bei den kleinköpfigen Larven eine lebhafte Entwicklung stattfindet, tritt bei den großköpfigen Larven sehr bald ein Stillstand in der Ausbildung zum Sehorgan ein. Es scheint sogar im Laufe der Entwicklung die an und für sich schon sehr einfache Anlage zurückgebildet zu werden Da nun bei fast allen Termiten Abweichungen von dem normalen Entwicklungsgang vorkommen, so ist leicht verständlich, daß sich in diesen Fällen alle möglichen Augenbildungen finden. Ein erst als halberwachsener Arbeiter zum Ersatzgeschlechtstier herangezogenes Individium kann nicht dieselbe Augenorganisation besitzen wie ein Tier, bei welchem die Umzüchtung schon viel früher begann. Es ist auch ferner zu verstehen, daß die größte Mannigfaltigkeit bei denjenigen Arten vorkommt, wo das Auge der erwachsenen Arbeitstiere noch nicht vollkommen rudimentär ist.

Weiter oben habe ich gezeigt, wie bei den Arbeitsnymphen von *Calotermes flavicollis* — denen eine besondere Arbeiterkaste fehlt — stets das Auge nahezu fertig angelegt ist. Durch die Ausbildung zum Geschlechtstier wird das Auge erst richtig funktionsfähig, Pigment tritt auf, die Cornea wird ausgeschieden. Seltsamerweise pigmentiert sich aber auch das Auge der angehenden Ersatzgeschlechtstiere, welche keine Häutung mehr durchmachen. — Ich habe dieselben nach Grassi's Anweisungen leicht erhalten können. Man braucht nur einige Nymphen von den echten Geschlechtstieren zu trennen und findet dann schon nach 2—3 Tagen Tiere mit deutlich pigmentierten Augen. Diese Tiere sind immer leicht erkennbar an der rein weißen Farbe des Hinterleibes, und es macht den Eindruck, als seien sie gegenüber den übrigen Nymphen kleiner geworden. Ich kann Grassi's Angaben nur bestätigen, daß dies durch das Verschwinden der Darmprotozoen bedingt ist. Jeder, der einmal gesehen hat, wie prall der Darm bei den Nymphen von *Calotermes flavicollis* mit diesen Protozoen angefüllt ist, muß ihrem Verschwinden bei dem angehenden Ersatzgeschlechtstiere eine große Bedeutung beimessen. Bei *Calotermes flavicollis* scheinen tatsächlich die Protozoen die Ausbildung der Keimdrüsen zu verhindern. Für sehr gewagt halte ich aber eine Verallgemeinerung dieser Annahme, und völlig unzulänglich scheint mir der Versuch, die Protozoen für die Erklärung der Kastendifferenzierung heranzuziehen

Ich habe schon einmal erwähnt, daß die Augen und Augen-

ganglien der Geschlechtstiere sehr bald degenerieren. Holmgren bildet (21, tab. 3 fig. 30 u. 31) zum Vergleich das Auge einer jungen und einer älteren Königin von *Eutermes chaquimayensis* ab. Bei der letzteren ist die Retinulaschicht ganz rudimentär, und Pigment findet sich nur in der Region der lichtbrechenden Elemente, dringt hier aber auch in die Krystallkegel hinein. Es ist klar, daß sich dieser Unterschied auch schon rein äußerlich bemerkbar macht. Holmgren gibt an, daß die Reduktion der Facettenaugen bereits nach wenigen Tagen einsetzte. Ich konnte diese Reduktion auch an den Ersatzgeschlechtstieren von *Calotermes flavicollis* beobachten, die sich also ganz wie die echten Geschlechtstiere verhalten. Daran anschließend möchte ich noch kurz über einige Versuche berichten, welche ich mit den Nymphen derselben Art anstellen konnte. Während bei den meisten Termitenarten das ganze Jahr hindurch Nymphen vorhanden sind, finden sich dieselben bei *Calotermes flavicollis* nur während weniger Wochen (in Italien im Sommer), ein Umstand, der wieder durch das Fehlen einer besonderen Arbeiterkaste bedingt ist. Die Entstehung der echten Nymphen muß die gleiche sein wie die der Ersatzgeschlechtstiere, von welchen sie sich leicht durch die etwas längeren, mehr wagerecht stehenden Flügelstummel sowie durch die noch stärker pigmentierten Facettenaugen unterscheiden. Auch bei diesen Tieren enthält der Darm keine oder doch nur vereinzelte Protozoen. Wenn man nun mehrere der Nymphen von den Arbeitsnymphen separiert, so muß mindestens bei einem Teil von ihnen an Stelle der reinen Speichelnahrung die Holznahrung treten. Damit fällt aber, wie Grassi gezeigt hat, das Hindernis für die enorme Vermehrung der Protozoen. Tatsächlich konnte ich auch bald sehen, wie sich bei einigen der Nymphen der Hinterleib mächtig verdickte und der Darm dunkel durchzuschimmern begann, ein Zeichen, daß diese Tiere Holz verzehrt hatten. Das Interessanteste war entschieden, daß dieselben deutlich hellere Augen besaßen, während doch vorher bei allen Nymphen die Facettenaugen gleich dunkel erschienen. Die letzte Häutung unterblieb bei diesen Tieren, die übrigen Nymphen entwickelten sich ganz normal zu Geflügelten. Ein Fall, wo ich eine der umgewandelten echten Nymphen zu Arbeitsnymphen setzte, scheint mir zu zeigen, daß erstere bei der Heranbildung von Ersatzgeschlechtstieren bevorzugt werden. Man kann sich denken, daß der erst kurze Zeit mit Protozoen angefüllte Darm noch keine durchgreifenden Veränderungen in den Generationsorganen hervorrufen konnte.

Diese Beobachtungen zeigen wiederum, wie umwandlungsfähig die Termiten noch auf weit vorgeschrittenen Stadien sind und welche Bedeutung man hierbei der verschiedenen Nahrung beimessen muß.

Genauer werde ich über meine Versuche an anderer Stelle berichten.

Literaturverzeichnis.

1. v. Alten, H., Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, 1910, p. 511—590, tab. 18—21.
2. Basch, S., Untersuchungen über das Skelett und die Muskeln des Kopfes von Termes flavipes (Kollar), in: Z. wiss. Zool., Vol. 15, 1865, p. 56—75, tab. 5.
3. Bauer, Viktor, Zur inneren Metamorphose des Centralnervensystems der Insekten, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., p. 123—152, tab. 8.
4. Berlese, Ant., Gli Insetti, Milano, Vol. 1, p. 559—699.
5. Böttger, Otto, Das Gehirn eines niederen Insektes (Lepisma saccharina L.), in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, 1910, p. 801 bis 844, tab. 29—30.
6. Bugnion, E., Le Termite noir de Ceylan (Eutermes monoceros Koen.), in: Ann. Soc. entomol. France, Vol. 78, 1909, p. 271 bis 280, tab. 8.
7. —, Le Termite à latex de Ceylan Coptotermes travians Hav. Avec un appendice comprenant la description de C. Gestroi Wasm. et flavus nov. sp., in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 23, 1910, p. 107—123.
8. —, N. Popoff und C. Ferrière, Ueber Termes ceylonicus Wasm., in: Deutsch. entomol. Nationalbibliothek, Vol. 2, p. 86—88, p. 94—96.
9. Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, München und Leipzig 1885.
10. Cholodkowski, N., Ueber die Entwicklung des centralen Nervensystems bei Blatta germanica, in: Zool. Anz., Jg. 14, 1891.
11. Czerwinsky, K., Zur Anatomie der Termiten, in: Arb. zool. Kab. Univ. Warschau, 1896, p. 30—48, tab. 1—3 (russ.).
12. Dietl, M. I., Die Organisation des Arthropodengehirns, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, p. 488—517, tab. 36—38.

13. Escherich, K., Termitenleben auf Ceylon, Jena 1910.

14. Flögel, Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl.

15. Grassi, B. e A. Sandias, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi, 1893, in: Atti Accad. Gioenia Sc. nat. Catania.

16. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden Göttingen 1879.

17. Hagen, H., Neuroptera (spec. Termitina), in: Peters, Reise nach Mossambique, Zool., Vol. 5, p. 57—89, tab. 3—4, Berlin 1862.

18. —, Monographie der Termiten, in: Linnaea entomol., Vol. 10, 1855, p. 1—144; Vol. 12, 1858, p. 1—342, tab. 3; Vol. 14, 1860, p. 73—128.

19. Haller, B., Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65, 1904, p. 181—279, tab. 12—17.

20. Hesse, Rich., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 7. Von den Arthropodenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473, tab. 16—21.

21. Holmgren, Nils, Termitenstudien I. Anatomische Untersuchungen, in: Svensk. Vet.-Akad. Handl., Vol. 44, No. 3.

22. Janet, Ch., Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte, Paris 1899.

23. Johansen, Herm., Die Entwicklung des Imagoauges von Vanessa urticae L., in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Anat., 1893, p. 446—480, tab. 23—24.

24. Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 45, 1909, p. 111 bis 180, tab. 10—14.

25. Knower, H., Origin of the „Nasutus" (soldier) of Eutermes, in: John Hopkins Univ. Circ., No. 13, 1894, p. 58—59.

26. —, The embryology of a Termite, Eutermes (Ripperti?), in: Journ. Morphol., Vol. 16, 1900, p. 505—568, tab. 29—32.

27. Lespès, Ch., Recherche sur l'organisation et les moeurs du Termite lucifuge, in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 5, 1856, p. 227 bis 282, tab. 5—7.

28. Müller, Fritz, Beiträge zur Kenntnis der Termiten, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 7, 1871, p. 333—358, tab. 19—20.

29. Newton, F. T., On the brain of the Cockroach, Blatta orientalis, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 19, 1879.

30. Patten, Studies on the eyes of Arthropods. 1. Development of the eyes of Vespa with observations on the ocelli of some insects, in: Journ. Morphol., 1867, p. 193—226. 2. Eyes of Acilius, ibid., 1888, p. 97—190, tab. 7—13.

31. Pietschker, H., Das Gehirn der Ameise, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 47, 1911, p. 42—114, tab. 4—6.

32. Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, 1900, p. 581—624, 7 Taf.

33. —, Das Auge von Embia taurica Kusn., in: Rev. Russe Entomol., Vol. 7, 1908, p. 83—86.

34. v. Reitzenstein, W., Untersuchung über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905, p. 161—180, tab. 9—10.

35. Saint Remy, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates, in: Arch. Zool. exp. (2), Vol. 5, 1890.

36. Viallanes, H., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 13, No. 6, p. 349—384, 2 Taf.

37. Wheeler, W. M., Ants, their structure, development and behavior, New York 1910.

Erklärung der Bezeichnungen.

a Komplexauge
aa Anlage desselben
af äußere Fibrillärmasse des Ganglion opticum
ar Rudiment des Komplexauges
bm Basalmembran
cal Cauliculus, Stiel der Globuli
Co Cornea
Cu Cuticula
ep Epidermis
gan Ganglion antennale (Deutocerebrum)
gc Ganglion centrale
glf Fibrillärmasse der Globuli (pilzhutförmige Körper)
glm Glomeruli des Ganglion antennale
go Ganglion opticum
if innere Fibrillärmasse des Ganglion opticum
k Krystallkegel
kk SEMPER'sche Kerne
na Antennalnerven
no Nervus opticus
pc Protocerebrum
pe Pedunculus, Stiel der Globuli
qu Querstück der Stiele
te Tentorium
us Unterschlundganglion

Lebenslauf.

Geboren wurde ich am 17. April 1889 zu Reval in Estland als Sohn des verstorbenen Rittergutsbesitzers und Landrats Richard Baron v. Rosen und seiner Ehefrau Sophie geb. Schottlaender. Bis zu meinem 12. Lebensjahre erhielt ich häuslichen Unterricht, besuchte dann die Revaler Realschule, welche ich im Mai des Jahres 1906 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom Herbst 1906 bis zum Sommer 1908 studierte ich auf den Universitäten Freiburg i. Br. und Heidelberg Naturwissenschaften, unterzog mich dazwischen im März 1908 in St. Petersburg einer lateinischen Ergänzungsprüfung. Im Herbst 1908 kam ich an die Universität in München, um Zoologie zu studieren. Ich arbeitete hauptsächlich bei Herrn Geheimrat Prof. Dr. v. Hertwig und Herrn Prof. Dr. Doflein und hörte außerdem die Vorlesungen der folgenden Herren Dozenten: Geheimrat Prof. Dr. v. Goebel, Prof. Dr. Rothpletz, Prof. Dr. Maas, Prof. Dr. Goldschmidt, Prof. Dr. Stromer v. Reichenbach und Prof. Dr. Broili. Seit November 1910 arbeite ich an der Zoologischen Staatssammlung in München als wissenschaftlicher Hilfsarbeiter.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.